

УДК 581.1

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ФИТОГОРМОНОВ В КАЛЛУСНОЙ ТКАНИ ПРИ ИНДУКЦИИ ОРГАНОГЕНЕЗА *in vitro* ЗАРОДЫШЕЙ *PICEA ABIES* [L.] KARST.

К. А. Хмара

Институт экологических проблем Севера УрО РАН

Исследовано содержание индолилуксусной кислоты, абсцизовой кислоты, цитокининов группы зеатина, изопентениладенина (2иП), изопентениладенозина (ИПА) в каллусных тканях при индукции органоогенеза у зародышей *Picea abies* [L.] Karst. Органоогенез был индуцирован на питательной среде, содержащей тидиазурон и индолилуксусную кислоту. Основным фитогормоном, индуцирующим дифференциацию адвентивных почек, является цитокинин, и процесс образования адвентивных почек зависит от содержания цитокининов группы зеатинов в тканях. Способные к органоогенезу зародыши имели повышенный уровень зеатинов по сравнению с зародышами, не способными к органоогенезу. Изолированные зародыши приобретали способность к органоогенезу, когда уровень зеатина и зеатин-рибозида достигал 8610 нг/г сухого веса и сохранялся выше данного уровня в течение всего пассажа. На процесс каллусогенеза большое влияние оказывало содержание ИУК и АБК в культивируемых тканях, но значительное увеличение количества данных фитогормонов в тканях приводило к ингибированию как каллусогенеза, так и органоогенеза.

Ключевые слова: *Picea abies* [L.] Karst., ИУК, АБК, цитокинины, органоогенез, эндогенные фитогормоны.

K. A. Khmara. DYNAMICS OF PHYTOHORMONES IN CALLUS TISSUE DURING THE INDUCTION OF ORGANOGENESIS IN EMBRYOS OF *PICEA ABIES* KARST. *in vitro*

The content of IAA, ABA, cytokinins (zeatin), 2iP-N6, IPA in callus tissues during the induction of organogenesis in embryos of Norway spruce is researched. Organogenesis was induced on a medium containing thidiazuron and IAA. The main phytohormone inducing differentiation of adventitious buds is cytokinin of the zeatin group in the tissues. Embryos capable of organogenesis had increased levels of zeatin as compared to embryos incapable of organogenesis. Isolated embryos acquired the ability for organogenesis when the level of zeatin and zeatin-ribose reached 8610 ng/g dry weight and remained above this level throughout the passage. The process of callus formation is greatly influenced by the content of IAA and ABA in the cultured tissues, but a significant increase in the content of these groups of phytohormones resulted in inhibition of both callus induction and organogenesis.

Key words: *Picea abies* [L.] Karst., IAA, ABA, cytokinins, organogenesis, endogenous phytohormones.

Введение

Одним из факторов, влияющих на дифференцировку клетки, является воздействие фитогормонов и регуляторов роста. Спектр действия каждого из них очень широк, одно и то же соединение может по-разному влиять на развитие ткани. Фитогормоны играют жизненно важную роль в регуляции роста не только растения как целого организма, но и отдельных его органов. Каждая химическая категория фитогормонов оказывает характерное влияние на рост и дифференцировку растительных клеток и тканей.

Высокое содержание индолилуксусной кислоты (ИУК) в апикальных меристемах в период их активности свидетельствует о ее влиянии на митотическую активность тканей [Уоринг, Филлипс, 1984; Label et al., 1989]. Огромную роль ауксины играют при размножении растений *in vitro*. ИУК стимулирует развитие адвентивных корней [Batten, Goodwin, 1978; Manzanera, Pardos, 1990], а также образование ксилемных, флоэмных элементов [Stabel et al., 1990]. ИУК обнаружена во всех органах растений [Уоринг, Филлипс, 1984]. Высокий уровень ИУК был найден в развивающихся почках [Скуодене, 1981], активном камбии и проводящих пучках [Меняйло, 1987], пыльце и формирующихся семенах [Полевой, 1982].

Цитокинины оказывают основное влияние на индукцию деления клеток, они особенно активны в регуляции клеточного деления [Кулаева, 1973; Burrows, 1978]. В молодых развивающихся зародышах уровень эндогенных цитокининов чрезвычайно высок, а на более поздних стадиях развития семени он быстро снижается [Уоринг, Филлипс, 1984].

Абсцизовая кислота (АБК) играет огромную роль в физиологических процессах в растениях [Walton, 1980]. Обработка экзогенной АБК во многих тестах ингибирует рост и прорастание семян. Отмечено изменение уровня эндогенной АБК в процессе индукции цветения с помощью длинного и короткого фотопериода у табака [Чайлахян, Ложникова, 1989].

Возникает вопрос о роли эндогенных фитогормонов в регуляции направленного развития клетки. Установлено [Skoog, Miller, 1957], что при изменении соотношения между ауксином и цитокинином изменяется тип образующей меристемы: при высоком отношении ауксина к цитокинину из части клеток каллуса возникают зачатки корней, а если концентрация цитокинина превышает концентрацию ауксина, то клетки дифференцируются в апикальные меристемы стебля.

Роль экзогенных фитогормонов при микроклональном размножении ели обыкновенной доказана [Chalupa, 1977; von Arnold, Eriksson, 1978, 1979], однако участие эндогенных фитогормонов в индукции органогенеза *in vitro* изучено недостаточно. Неизвестно, какое количество и соотношение различных групп фитогормонов оказывает влияние на процесс формирования органогенного каллуса. Поэтому актуальной задачей является изучение содержания эндогенных фитогормонов при индукции органогенеза в культуре ткани зародыша *Picea abies* [L.] Karst.

Цель данной работы – определение количества фитогормонов в каллусной ткани при индукции органогенеза у зародышей *Picea abies* [L.] Karst. и изучение их влияния на процесс развития экспланта.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали зародыши семян *Picea abies* [L.] Karst. Семена были собраны на Устюженской лесосеменной плантации в Вологодской области с деревьев Г-184, Г-132, ПВ-56, ПВ-21. Каждая биологическая повторность состояла из семян, собранных с одного дерева.

Для индукции органогенеза применяли питательную среду (ПС), содержащую минеральные соли по Мурасиге и Скугу. В состав ПС входили: 1 % сахарозы, 0,6 % агара, 5 мг/л тиамин-HCL, 1 мг/л пиридоксина, 5 мг/л никотиновой кислоты, 100 мг/л инозита. В ПС добавляли 0,01 мг/л тидиазурина и 0,01 мг/л ИУК. Экспланты культивировали на ПС в течение 28 дней, при +21 °С, при 16 ч освещении. Затем их помещали на ПС, не содержащую регуляторов роста, в которую добавляли активированный уголь.

Нативные фитогормоны определяли методом иммуноферментного анализа (ИФА) [Катаева и др., 1990].

Экстракция фитогормонов из растительного материала. Замороженный растительный материал растирали в агатовой ступке при +4 °С до гомогенного состояния и экстрагировали в течение 2 ч охлажденным до 0 °С 80 %-м метиловым спиртом, содержащим 0,1 % 2,6-бутилметил-4-метилфенола (БМФ) в качестве антиоксиданта, при постоянном перемешивании в темноте, в атмосфере азота.

Полученный экстракт центрифугировали, осадок отделяли, ресуспендировали в 80 %-м метаноле, содержащем 0,1 % БМФ, и повторно экстрагировали в тех же условиях еще 30 мин. Экстракт центрифугировали, осадок отбрасывали, супернатанты объединяли. Супернатант пропускали с помощью пластикового однора-

зового шприца через предколонки объемом 3 см³, заполненные обращенной фазой С-18 «Сепарон» (производства Чехия). Получали обесцвеченный экстракт, свободный от хлорофиллов, фенолов, каротиноидов и др. Затем экстракт делили на две равные части: одна часть для определения цитокининов, другая – ИУК и АБК. Потери фитогормонов при очистке определяли радиоактивными препаратами. Радиоактивность образцов измеряли на сцинтилляционном счетчике 1919 Рак Бета «Спектраль» фирмы ЛКБ (Швеция). В соответствии с полученными результатами учитывали потери при очистке.

Процедура ИФА. Полистироловые планшеты сенсibilизировали в течение 12 ч раствором антител в гидрокарбонате натрия (рН 9,5–9,7) при 4°C. В каждую лунку вносили по 200 мкл соответствующей антисыворотки. После сенсibilизации планшеты трижды промывали трис-солевым буфером (ТБС) в течение 15 мин, в каждую лунку вносили по 200 мкл 0,1 %-го раствора бычьего сывороточного альбумина (БСА) в ТБС и инкубировали 30 мин при +37°C (кроме вариантов для определения ИУК и АБК). Затем планшеты промывали и в лунки вносили по 50 мкл стандартного раствора гормона или растительного экстракта, перемешивали 1 мин и инкубировали 1 ч (температура инкубации для цитокининов – +37°C, для ИУК и АБК – +18 – +22°C). Через 1 ч в инкубационную смесь добавляли по 150 мкл соответствующего конъюгата – щелочную фосфатазу (ЩФ-гормон), перемешивали 1 мин и инкубировали 1 ч в тех же условиях. Планшеты промывали с добавлением в ТБС 0,01 %-го раствора детергента Тритон Х-100, затем лунки заполняли 200 мкл субстрата (п-нитрофенилфосфат 1 мг/л в гидрокарбонате натрия, рН 9,5–9,7) и инкубировали 1 ч при +37°C. Реакцию останавливали, добавляя в каждую лунку по 50 мкл 5N КОН. Оптическую плотность продукта реакции измеряли при 405 нм на спектрофотометре Multiscan MCC (Flow, Англия).

Оценка результатов. В соответствии с методикой Родбарк [Rodbarc, 1974] определяли зависимость между ферментативной активностью при инкубации антител с возрастающими концентрациями гормона и ферментативной активностью при инкубации в аналогичных условиях без экзогенного гормона.

Все эксперименты проводили в четырех биологических повторностях. При проведении ИФА использовали пять аналитических повторностей. В таблице приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты

При культивировании зародышей *Picea abies* [L.] Karst. на индукционной питательной среде (ИПС) отмечено, что пути развития зародышей в культуре ткани были различны. В связи с этим были определены этапы измерения содержания фитогормонов в зародышах.

Данные иммуноферментного анализа по содержанию различных групп фитогормонов в культивируемых тканях приведены в табл.

Содержание фитогормонов в каллусной ткани после 5 дней культивирования на индукционной питательной среде

При культивировании в течение 5 дней на ИПС содержание ИУК в тканях зародыша *Picea abies* [L.] Karst. увеличилось в 15 раз (с 83 до 1275 нг/г сухого веса), зеатина и зеатин-рибозид в зародышах – до 4868 нг/г сухого веса. Количество эндогенных зеатина и зеатин-рибозид в культивируемых зародышах в течение первых 5 дней возросло в 45 раз. В первые дни культивирования в зародышах не происходило увеличения содержания эндогенных цитокининов ряда 2иП и ИПА. На 5-й день культивирования в зародышах содержалось 4 нг/г сухого веса 2иП и ИПА, что составляет почти ту же величину, что и до культивирования.

Содержание фитогормонов в процессе индукции органогенеза у зародышей ели обыкновенной на питательной среде, содержащей 0,01 мг/л тидиазулона и 0,01 мг/л ИУК

Тип экспланта	Содержание фитогормонов, нг/г сухого веса			
	ИУК	АБК	зеатин+зеатин-рибозид	2иП+ИПА
Зародыши до введения в культуру ткани	83±2	164±1	109±8	4±1
После 5 дней культивирования	1275±65	21±4	4868±79	5±1
После 12 дней культивирования	13812±401	518±61	8610±416	1250±11
После 28 дней (органогенный каллус)	12461±360	323±41	9829±596	1036±6
После 28 дней (каллус отсутствует, но формируются адвентивные почки)	28855±1420	321±28	9774±341	795±4
После 28 дней (органогенез не наблюдается)	279082±5 420	617±28	5668±27	667±8
7 дней на безгормональной среде (органогенный каллус)	1760±210	64±4	8316±68	1830±162
7 дней на безгормональной среде (органогенез отсутствует)	378994±10515	952±72	4534±271	813±48

Содержание фитогормонов в каллусной ткани после 12 дней культивирования на индукционной питательной среде

Культивирование в течение 12 дней на ПС приводило к увеличению содержания ИУК в культивируемых тканях в 167 раз. Количество АБК в культивируемых зародышах было высоким – 518 нг/г сухого веса. Содержание зеатина и зеатин-рибозида в зародышах к этому времени составляло 8610 нг/г сухого веса. Количество эндогенных цитокининов ряда 2иП и ИПА в культивируемых зародышах в течение первых 12 дней увеличилось в 298 раз.

Содержание фитогормонов в каллусной ткани после 28 дней культивирования на индукционной питательной среде

После 28 дней культивирования можно было выделить три пути развития зародыша *Picea abies* [L.] Karst. в культуре ткани. Первый – образование органогенного каллуса, на поверхности которого формировались адвентивные побеги. Второй – зародыши не образовывали каллуса, но на поверхности зародыша формировались адвентивные почки. Третий – зародыши не развивались и при дальнейшем культивировании некротизировались. У эксплантов, развивающихся различными путями, наблюдались значительные различия в содержании ИУК. В зародышах, образующих органогенный каллус, концентрация ИУК была 12461 нг/г сухого веса. Зародыши, у которых формирование адвентивных почек происходило на их поверхности, количество ИУК было в два раза выше, чем у образующих органогенный каллус. Зародыши, не способные к органогенезу на данной ПС, имели очень высокое содержание ИУК – 279082 нг/г сухого веса. Данный показатель в 10 раз превышает концентрацию ИУК в зародышах, не образующих каллус, но способных формировать адвентивные почки.

У зародышей, не способных к органогенезу, наблюдалось самое высокое содержание АБК. Количество АБК в органогенном каллусе было таким же, как и у зародышей, не образующих каллус, но способных к формированию адвентивных почек.

У зародышей, образующих органогенный каллус, и у зародышей, у которых формирование адвентивных почек наблюдалось на поверхности самого зародыша, содержание цитокининов ряда зеатина и зеатин-рибозида было примерно одинаковым и составляло соответственно 9829 и 9774 нг/г сухого веса. Зародыши, не способные к органогенезу, содержали цитокинины группы зеатинов несколько меньше – 5668 нг/г сухого веса.

Зародыши, образующие каллус, на поверхности которого происходит формирование адвентивных почек, содержали 2иП и ИПА – 1036 нг/г сухого веса. Зародыши, у которых формирование адвентивных почек наблюдалось на поверхности зародыша, содержали цитокинины ряда 2иП и ИПА (795 нг/г сухого веса). У третьей группы зародышей, не способной к органогенезу, содержание цитокининов ряда 2иП и ИПА было 667 нг/г сухого веса.

Содержание фитогормонов в каллусной ткани после 7 дней культивирования на безгормональной питательной среде

После пересадки зародышей *Picea abies* [L.] Karst. на питательную среду, из состава которой были исключены регуляторы роста, органогенная каллусная ткань формировала адвентивные побеги. При этом содержание ИУК в каллусе резко снижалось и достигало уровня при культивировании зародышей в течение 5 дней на ИПС, содержащей регуляторы роста. Зародыши, не способные к органогенезу, при культивировании их на безгормональной ПС погибали. Содержание ИУК в них было очень высоким, примерно в 200 раз выше, чем в органогенном каллусе.

При пересадке культивируемых зародышей на ПС, не содержащую регуляторов роста, количество АБК в органогенном каллусе значительно снижалось. У зародышей, не способных к органогенезу, содержание АБК было в 15 раз выше, чем в органогенном каллусе.

После пересадки эксплантов на ПС, не содержащую регуляторов роста, отмечалось снижение уровня эндогенных зеатинов в культивируемых тканях. При этом увеличилось количество эндогенных цитокининов ряда 2иП и ИПА.

Обсуждение

В связи с тем что в ПС отсутствовали экзогенные цитокинины, а в качестве индуктора органогенеза применялся тидиазурон (данное вещество, являясь производным тиомочевины и обладая хорошо выраженным цитокининовым эффектом, не вступало в перекрестные реакции с антисыворотками, полученными к цитокининам), все регуляторы роста группы цитокининов в зародышах имели эндогенное происхождение. АБК была также эндогенного происхождения, так как в ПС данное вещество не добавлялось. На содержание ауксинов в культивируемых тканях оказывала влияние экзогенная ИУК.

Результаты показали, что способность зародышей *Picea abies* [L.] Karst. в культуре ткани к органогенезу зависела от содержания фито-

гормонов в культивируемых тканях. При индукции органогенеза у ели обыкновенной на питательной среде, содержащей тидиазурон, необходимым условием является культивирование зародышей в течение 7 дней на индукционной ПС [Хмара, Катаева, 1993]. Более короткие сроки культивирования не способны вызвать органогенез.

После 5 дней культивирования на ПС зародышей *Picea abies* [L.] Karst. происходило увеличение содержания ИУК и цитокининов группы зеатинов в зародышах. Уровень АБК значительно снижался, а 2иП и ИПА оставались без изменения. Полученные данные показали, что на первом этапе культивирования зародышей происходило накопление ИУК, которая оказывала влияние на деление, растяжение и дифференциацию клеток. Увеличение содержания цитокининов на данном этапе говорит о том, что в зародышах происходили процессы, стимулирующие деление клеток. Снижение содержания АБК на первом этапе культивирования – необходимое условие для начала развития зародышей в культуре ткани, так как АБК является ингибитором роста, а ее концентрация в зародышах до начала эксперимента была высокой.

После 12 дней культивирования на ИПС зародыши приобретали способность к формированию адвентивных почек, при этом увеличивалось содержание всех групп фитогормонов. Повышение количества АБК к 12 дню культивирования на индукционной питательной среде в культивируемых тканях объясняется интенсивным накоплением биомассы. В работе Л. Н. Тимергалиной и др. [2007] было показано увеличение содержания АБК в зоне роста листа и корней у растений пшеницы, что подтверждает наши результаты.

После 28 дней культивирования на ИПС, в зависимости от пути развития зародышей *Picea abies* [L.] Karst., отмечались следующие закономерности: высокое содержание ИУК в культивируемых зародышах ингибировало процесс образования каллуса; основную роль при индукции органогенеза играют цитокинины, и если уровень их не достигал определенного значения, то ткани зародыша были не способны формировать адвентивные почки.

Процесс образования адвентивных почек коррелировал со значительным изменением уровня эндогенных цитокининов группы зеатинов в тканях зародышей *Picea abies* [L.] Karst. Аналогичные данные были получены К. Г. Чжань и др. [2005]. Высокое содержание 6-бензиламинопурина (БАП) является основным фактором образования побегов на каллусе. Зародыши, способные к формированию адвентивных почек, имели уровень цитокини-

нов группы зеатинов примерно в два раза выше, чем зародыши, не способные к органогенезу на данной питательной среде. Высокое содержание ИУК и АБК в культивируемых тканях приводило к ингибированию процесса образования каллуса и органогенеза. Зависимость каллусогенеза от ИУК показана в работе К. Г. Чжань и др. [2005]. При образовании почек банана в культуре ткани высокие концентрации эндогенной ИУК тормозили развитие почек, что подтверждает полученные результаты [Gilmar et al., 2000].

Рассматривая способность зародышей ели обыкновенной к органогенезу, можно отметить, что основное влияние на способность их к органогенезу в культуре ткани оказывало соотношение цитокининов к АБК. Так, соотношение цитокининов группы зеатинов к АБК при органогенезе через каллусогенез и при образовании адвентивных почек на поверхности зародыша было одинаковым. У зародышей, не способных к органогенезу в культуре ткани, данное соотношение было значительно меньше. Наши результаты позволяют утверждать, что эндогенные фитогормоны играют основную роль при индукции органогенеза в культуре ткани зародыша *Picea abies* [L.] Karst. Способность тканей экспланта к органогенезу зависит от соотношения различных групп фитогормонов, но основную роль при этом играют цитокинины. К. Г. Чжань и др. [2005] показали, что для образования побегов важнее низкое соотношение ИУК к БАП, чем низкие концентрации каждого из этих гормонов, соотношение ИУК к БАП определяло рост каллусов и образование почек.

Данные по использованию в качестве индуктора органогенеза в культуре зародыша *Picea abies* [L.] Karst. тидиазурина, который не вступает в перекрестные реакции с антителами к цитокипинам, позволяют утверждать, что способность тканей зародыша к органогенезу зависит от биосинтеза эндогенных фитогормонов в тканях экспланта. К. А. Хмара и Н. В. Катаева [1993] показали, что на формирование органогенного каллуса в культуре тканей зародышей *Picea abies* [L.] Karst. большое влияние оказывает исходный генотип. Учитывая данный фактор и наши результаты, можно отметить, что зародыши изначально обладают различной способностью к биосинтезу фитогормонов.

Нами выявлена динамика изменения фитогормонов в процессе индукции органогенеза у *Picea abies* [L.] Karst. Основную роль при индукции органогенеза играют цитокинины, и если уровень их не достигал определенного значения, то ткани зародыша были не способны формировать адвентивные почки. Зародыши,

способные образовывать адвентивные почки через каллусогенез и непосредственно на поверхности самого зародыша, имели одинаковый уровень цитокининов. На процесс каллусогенеза основное влияние оказывал уровень ИУК и АБК, но резкое увеличение содержания этих регуляторов роста в тканях приводило к ингибированию каллусогенеза и органогенеза.

Литература

- Катаева Н. В., Александрова И. Г., Карягина Т. Б., Машкова А. Х. Возможности метода иммуноферментного анализа для определения фитогормонов в культивируемых *in vitro* побегах // Физиология растений. 1990. Т. 37, № 4. С. 813–821.
- Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функции. М.: Наука, 1973. С. 9–23.
- Меняйло Л. Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука, 1987. 185 с.
- Полевой В. В. Фитогормоны. Л., 1982. 183 с.
- Скуодене Л. П., Даргинавичене Ю. Н. Вопросы повышения продуктивности лесов южной Прибалтики. Вильнюс, 1981. 176 с.
- Тимергалина Л. Н., Высоцкая Л. Б., Веселов С. Ю., Кудоярова Г. Р. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 715–721.
- Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. С. 80–225.
- Хмара К. А., Катаева Н. В. Влияние генотипа материнского растения и веществ цитокининового типа действия на способность тканей зародыша ели обыкновенной (*Picea abies* L.) к органогенезу *in vitro* // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 5. С. 802–805.
- Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н. Фитогормоны и цветение растений // Регуляторы роста и развития растений. Киев, 1989. С. 117–132.
- Чжань К. Г., Ли. В., Мао Ф. и др. Содержание гормонов в каллусах *Scutellaria baicalensis*, индуциро-
- ванных тидиазуоном // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 3. С. 392–398.
- Von Arnold S., Eriksson T. Induction of adventitious buds on embryos of Norway spruce grown *in vitro* // Physiol Plant. 1978. Vol. 44, N 2. P. 283–287.
- Von Arnold S., Eriksson T. Bud induction on isolated needles of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) grown *in vitro* // Plant Science. 1979. Vol. 15, N 4. P. 363–372.
- Batten D. J., Goodwin P. B. Phytohormones and the induction of adventitious roots // Phytohormones and Related Compounds. 1978. Vol. 11. P. 137–173.
- Burrows W. Cytokinins // Biochem. Soc. Trans. 1978. Vol. 6. P. 1395–1400.
- Chalupa V. Development of isolated Norway spruce and Douglas fir buds *in vitro* // Commun. Inst. Forest. Czech. 1977. Vol. 10, N 1. P. 71–78.
- Gilmar R. Z., Gilberto B. K., Jan E. K., Elaine C. R. Hormonal and Histological Studies Related to In Vitro Banana Bud Formation // Plant Cell Tissue Organ Cult. 2000. Vol. 63. N 3. P. 187–192.
- Label Ph., Sotta B., Miginiac E. Endogenous levels of ABA and IAA during *in vitro* rooting of Wild Cherry explants produced by micropropagation // Plant Growth Red. 1989. Vol. 8. P. 325–333.
- Manzanera J., Pardos J. Micropropagation of juvenile and adult *Quercus suber* L. // Plant Cell Tissue and Organ Cult. 1990. Vol. 21, N 1. P. 1–8.
- Rodbard D. Statistical quality control and routine data processing for radioimmunoassay and immunoradiometric assays // Clin. Chem. 1974. Vol. 20, N 8. P. 1255–1257.
- Skoog F., Miller W. Chemical regulation of growth and organ formation *in vitro* // Symp. Soc. Exp. Biol. 1957. Vol. 11. P. 118–121.
- Stabel P., Eriksson T., Engstrom P. Changes in Protein Synthesis upon Cytokinin-Mediated Adventitious Bud Induction and during Seedling Development in Norway Spruce, *Picea abies* // Plant Physiol. 1990. Vol. 92. P. 1174–1183.
- Walton D. Biochemistry and physiology of abscisic acid // Annu. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 453–489.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Хмара Константин Алексеевич

научный сотрудник, к.б.н.
Институт экологических проблем Севера УрО РАН
Набережная Северной Двины, 23, Архангельск,
Россия, 163000
эл. почта: KAX1961@yandex.ru

Khmara, Konstantin

Institute of North Ecological Problems UB RAS
23 Nabereznaya Severnoy Dviny,
163000 Archangelsk, Russia
e-mail: KAX1961@yandex.ru